

LA REPRODUCTION CHEZ *DIPLECTANUM AEQUANS*
(MONOGENEA, MONOPISTHOCOTYLEA). NOUVELLES DONNEES SUR L'ANATOMIE DU
COMPLEXE GENITAL ET SON FONCTIONNEMENT.

Patrick SILAN, Louis EUZET, Claude MAILLARD

(Laboratoire de Parasitologie Comparée - U. S. T. L.,
Place Eugène Bataillon 34060 MONTPELLIER Cédex - France)

Au cours d'une étude sur la structure et la dynamique des populations de *Diplectanum aequans*, Monogène ectoparasite du Bar, *Dicentrarchus labrax*, nous avons été amenés à reconsidérer certains aspects de l'anatomie du système génital de cet Helminthe et les modalités de sa reproduction, lesquelles semblaient assez bien connues depuis Paling (1966).

Diplectanum aequans est, comme la majorité des Monogènes, hermaphrodite protandre (Bychowsky, 1957 ; Llewellyn, 1960 ; Paling, 1966).

Le système génital femelle comprend l'ovaire, les glandes vitellogènes, les glandes de Mehlis, le réceptacle séminal relié au vagin. Ces différents organes conduisent à un ootype-utérus qui débouche en position ventrale.

Le système génital mâle est constitué de quatre ensembles fonctionnellement dépendants : les ensembles "testicule-canal déférent - vésicule séminale" ; "glandes prostatiques - réservoir prostatique" ; "vésicule postérieure" ; "bulbe musculaire-cirre".

Sur ces points, nos observations sont conformes aux descriptions de Paling (1966) et Oliver (1968).

Ces Monogènes sont ovipares et la fécondation des ovules se fait grâce aux spermatozoïdes accumulés dans le réceptacle séminal. Pour Paling, les spermatozoïdes y sont introduits par l'intermédiaire d'un spermatophore (photographie 1). Ce dernier serait piqué dans le vagin du partenaire après avoir été moulé dans le bulbe musculaire, puis être passé, moyennant quelques déformations, à travers le cirre. Outre le problème évident de la taille respective du moule et de la structure moulée, se pose également celui de l'intromission d'un spermatophore chez une espèce qui s'accouple et qui de surcroît possède un pénis tubulaire rigide pouvant jouer le rôle d'organe intrometteur. Oliver le premier a trouvé ces faits surprenants. D'après nos observations, l'échange de spermatozoïdes se fait après pénétration du cirre dans le vagin du partenaire et non par l'intromission d'un spermatophore (photographie 2). La copulation peut être unilatérale ou bilatérale ; les individus se disposant dans ce dernier cas en croix. Les petites masses sphériques assimilées par Paling à des spermatophores se forment après le retrait des cirres de chacun des vagins. Ces masses emplies par le fluide de la chambre distale du réservoir prostatique (photographie 3) n'ont jamais révélé de spermatozoïdes. Nous parlerons donc

de pseudo-spermatophores. Bien que nous n'ayons pas observé l'écoulement du sperme dans le réceptacle séminal, nous pensons qu'il passe avant le fluide de la chambre distale.

Le réservoir prostatique est composé de trois zones (photographie 3) et les observations conduisent à considérer que le disque central, composé d'une substance plus dense que celles des chambres proximale et distale, fait office de piston ayant pour fonction d'expulser le liquide de la chambre distale (voire les spermatozoïdes en amont). Dans les conditions naturelles, la poussée s'arrête lorsque le disque est à l'extrémité distale du réservoir prostatique, ce qui implique que le disque et la substance de la chambre proximale n'interviennent pas à ce stade de la formation du pseudo-spermatophore. Quelle est alors l'origine de la substance de la chambre distale ? La non-mixibilité des différentes substances étant unanimement reconnue, il faut qu'un phénomène biochimique se déroule dans le réservoir prostatique. Deux hypothèses s'offrent à nous :

- . La substance sécrétée par les glandes prostatiques et qui arrive à l'extrémité proximale subit des modifications chimiques au cours de sa progression dans le réservoir.

- . Cette substance ne se trouve que dans la chambre proximale et est totalement indépendante de celle de la chambre distale.

Dans le premier cas, le disque central serait une zone de transfert; dans le second, une zone de contact, voire de mélange.

Quelque soit l'hypothèse retenue, l'existence d'une deuxième sécrétion doit être envisagée au niveau du réservoir, même si aucune structure glandulaire n'a pu, à ce jour, être mise en évidence. Il est, en effet, difficile d'expliquer deux ou trois compartiments fluides sans au moins deux apports distincts. Le disque central qui n'est pas une structure cellulaire ne semble pas avoir une fonction sécrétoire.

La sécrétion de la vésicule postérieure paraît intervenir lors de la copulation dans la formation de l'enveloppe de ces pseudo-spermatophores. L'orifice de cette vésicule se trouve à la base du cirre contre l'ouverture vaginale (photographie 4).

L'ouverture de la poche du cirre apparaît totalement indépendante de l'ouverture utérine, remettant en cause la notion d'atrium génital si couramment admise pour la plupart des Monogènes et notamment pour *Diplectanum aequans* (photographie 4). L'utérus, la poche du cirre et la vésicule postérieure débouchent donc en position ventrale de manière distincte ; ce point fondamental souligne la dissociation totale du système génital mâle du système génital femelle.

Dans sa clé de détermination des *Diplectanum* des Côtes de France, Oliver (1980) distingue les espèces dont la vésicule postérieure ("réservoir prostatique postérieur") possède un canal sclérifié, de celles où ce canal ne l'est pas. Chez les premières : *Diplectanum scianae*, *D. bocqueti*, *D. chabaudi*, etc... ce canal sclérifié aboutit nettement vers la pointe du pénis, donc à côté de l'ouverture de la poche du cirre. L'utérus est distinct et l'auteur ne parle pas d'atrium génital. L'absence d'atrium paraît donc commune à tous ces *Diplectanum*.

Lors des accouplements unilatéraux, l'individu mâle présente comme son partenaire une modification de la région péri-vaginale, avec

notamment perte des écailles épidermiques (photographie 4). Cette zone n'ayant pas été en contact avec les sécrétions de la vésicule postérieure, nous pensons que ces modifications sont liées à des sécrétions "vaginales" déjà notées par Paling. Avant la pénétration et après le retrait du cirre, les deux individus paraissent collés l'un à l'autre au niveau des surfaces modifiées. Lorsque le cirre est introduit, les dents de la cuillère terminale (Maillard et al., 1982) maintiennent fermement les copulants.

Il est important de noter que l'introduction par un individu de son cirre dans son propre vagin, voire son utérus, atteignant ainsi l'ootype ou le réceptacle séminal, est physiquement impossible. L'hypothèse de l'auto-fécondation par un tel biais, émise par Paling, se trouve exclue ; la fécondation croisée paraît obligatoire. Nous avons pu confirmer ce fait expérimentalement : des infestations de Bars avec un seul oncomiracidium conduisent à obtenir des adultes en possession de l'ensemble des complexes génitaux mâle et femelle, sans pour autant donner de descendance.

Les individus immatures (non reproducteurs) peuvent copuler. Le fait que ces immatures, assez mobiles dans leur biotope branchial, soient capables d'échanger et de stocker des spermatozoïdes, est un avantage reproductif certain. Une sédentarisation progressive se manifeste au cours du vieillissement ; certains adultes se regroupent alors pour assurer d'autres copulations. L'observation de deux pseudo-spermatophores dans un vagin, bien qu'exceptionnelle, témoigne de la capacité qu'ont les *Diplectanum* de s'accoupler plusieurs fois au cours de leur vie. Ce fait a d'importantes conséquences du point de vue de la stratégie de reproduction.

Llewellyn et Euzet (1964), Paling (1966) puis Kearn (1969) ont discuté des avantages possibles liés à la production de spermatophores chez les Monogènes qu'ils ont respectivement étudiés. Tous reconnaissent que le passage direct d'un spermatophore d'un individu à un autre ne présente pas d'avantages reproductifs très évidents. Il paraît en effet très surprenant de recourir à un spermatophore quand on possède un cirre tubulaire rigide jouant le rôle d'organe intromittent. Si l'on veut associer une fonction au pseudo-spermatophore, on peut admettre qu'il sert d'obturateur empêchant les gamètes mâles de refluer hors d'un vagin dépourvu de sphincter, du moins chez *Diplectanum aequans*.

Deux types de conclusions résultent de toutes ces données :

* Au point de vue anatomique, l'absence d'atrium génital conduit à une séparation nette des voies génitales mâles des voies génitales femelles, séparation que l'on retrouve, semble-t-il, chez les espèces appartenant au genre *Diplectanum* à cirre tubulaire.

* Sur le plan fonctionnel, *Diplectanum aequans*

1° - a une fécondation croisée obligatoire, qu'elle soit unilatérale ou bilatérale.

2° - échange des spermatozoïdes par intromission dans le vagin du partenaire du cirre sclérifié, rigide et droit.

3° - ne produit pas de vrais spermatophores mais une structure (pseudo-spermatophore) semblant destinée à occlure le vagin après la copulation.

4°- peut s'accoupler quand il est immature sans système génital femelle totalement différencié lui permettant de concevoir des oeufs.

5°- peut s'accoupler également au cours de sa vie adulte et éventuellement plusieurs fois.

La fécondation croisée présente des avantages certains du point de vue génétique, voire phylogénique si l'on considère l'existence, encore assez fréquente, d'espèces congénériques sur un même poisson. C'est le cas pour *Dicentrarchus labrax* qui abrite *Diplectanum aequans* et *Diplectanum laubieri*.

L'absence de spermatophore n'est pas un handicap ; outre l'intromission d'un cirre, l'accouplement rendu possible très jeune, la répétition des copulations représentent deux des multiples mécanismes utilisés par *Diplectanum aequans* pour maintenir ses populations à l'équilibre.

RESUME.- L'observation d'accouplements chez *Diplectanum aequans* montre que le transfert de spermatozoïdes se fait au cours d'une copulation *sensu stricto* et non par l'intromission d'un spermatophore. Le spermatophore décrit par Paling (1966) doit être considéré comme un pseudo-spermatophore élaboré dans un deuxième temps et dont le rôle semble être d'empêcher le sperme de refluer hors du vagin.

L'étude au microscope électronique à balayage révèle que l'utérus a une ouverture distincte de celle de l'appareil mâle.

La fécondation croisée est obligatoire, qu'elle soit unilatérale ou bilatérale. Un même individu peut s'accoupler plusieurs fois au cours de sa vie.

SUMMARY.- Observations of mating of *Diplectanum aequans* show that the transfer of spermatozoa occurs during a copulation proper, not by the intromission of a spermatophore. The spermatophore described by Paling (1966) should be considered as a pseudo-spermatophore, a cap which appears to prevent the sperm from flowing back out of the vagina.

A study with a scanning electron microscope reveals that the apertures of the uterus is distinct from that of the male genitalia.

Cross-fecundation is compulsory, whether unilateral or bilateral. An individual is able to copulate several times during its life.

MOTS-CLES.- Ectoparasite - Poisson - Branchies - Monogenea -
Reproduction - Anatomie - Accouplement - Spermatophore.

- Bychowsky, B.E.- Systématique et phylogénie des Trématodes Monogènes (en Russe). Trudy. Zool. Inst. Leningr. (1957) : 1-509.
- Kearn, G.C.- The production, transfer and assimilation of spermatophores of *Entobdella soleae*, a monogenean skin parasite of the common sole. Parasitology (1969), 60 : 301-311.
- Llewellyn, J.- Amphibdellid (monogenean) parasites of electric rays (Torpedinidae). J. mar. biol. An. U.K. (1960), 39 : 561-89.
- Llewellyn, J. et EUZET, L.- Spermatophores in the monogenean *Entobdella diadema* Monticelli from the skin of stingrays with a note on the taxonomy of the parasite. Parasitology (1964), 54 : 337-44.
- Maillard, C., Gonzalez, J. et Noisy, D.- A scanning electron microscope study of the male copulatory sclerite of the monogenean *Diplectanum aequans*. Parasitology (1982), 84 : 63-64.
- Oliver, G.- Recherches sur les *Diplectanidae* (Monogenea) parasites de Téléostéens du Golfe du Lion. I. *Diplectaninae* Monticelli, 1903. Vie Milieu (1968), 19 (1-A) : 95-138.
- Oliver, G.- Les *Diplectanidae* Bychowsky, 1957 (Monogenea, Monopisthocotylea), parasites des *Sciaenidae* (Pisces, Perciformes) du golfe de Gascogne. Bull. Mus. Natn. Hist. nat. (1980), 2 : 669-89.
- Paling, J.E.- The functional morphology of the genitalia of the spermatophore-producing monogeneans parasite *Diplectanum aequans* (Wagener) Diesing, with a note on the copulation of the parasite. Parasitology (1966), 56 : 367-83.

Photographie 1 : Deux individus après accouplement.

P-SP : pseudo-spermatophore.

Photographie 2 : Cirre (en coupe) implanté dans un vagin.

Ci : cirre ; C. Ci : canal du cirre ; Vg : vagin.

Photographie 3 : Organes du système génital mâle.

C. gp : canaux des glandes prostatiques ; Cd : chambre distale ;
Cp : chambre proximale ; Ci : cirre ; RP : réservoir prostatique ;
VP : vésicule postérieure (réservoir prostatique postérieur) ;
VS : vésicule séminale.

Photographie 4 : Vue ventrale au M.E.B. de la région des orifices du système génital.

CI : cirre ; UT : ouverture utérine ; VP : ouverture de la vésicule postérieure ; Z.P-VG : zone péri-vaginale.

